

Les Palpigrades, 1885–1995: acquisitions et lacunes

Bruno CONDÉ

Musée de Zoologie de l'Université et de la Ville, 34, rue Sainte-Catherine,
F-54000 Nancy, France.

The Palpigrades, 1885–1995: acquisitions and gaps. - Described in 1885 as a new Order (Microteliphonida) of Arachnida Arthrogastra, the systematic position of the Palpigradida is still unclear: related to Actinotrichida mites or primitive sister taxon of Tetrapulmonata. A marine interstitial origin was hypothesized several times before the discovery of *Lepto-koenia* in the littoral sands of Red Sea, Madagascar and Congo. All are tiny (1–2.5 mm), blind, whitish, with a long plurisegmented flagellum most characteristic of the group, but very often broken. Living in soil, primarily in the intertropical realm or in caves, a refugium in cool countries. They move very fast when discovered and it is difficult to collect living specimens in good condition and to keep them alive for a long time. Consequently the biology is almost unknown: food, reproduction, functions of the numerous glands in males and moreover in females (? silk). On the other hand, taxonomy, sex-ratio, postembryonic development (using fixed specimens), evolutionary trends with remarkable cave adapted species, and biogeography were in progress for the last fifty years. 79 species, in 7 genera (one fossil) and two families (Eukoeniidae Petrunkevitch and Prokoeniidae n. fam.) are known, the fossil *Paleokoenia* being incertae sedis for lack of knowledge of the opisthosomian sternite IV–VI with or without ventral sacs.

A comprehensive catalogue of the acknowledged and "inquirendae" species, all with mention of the locus typicus, is provided, just as an exhaustive list of the papers published from 1978 to 1995, with some older omitted in the bibliography by ROWLAND & SISSOM (1980).

Key-words: Arachnida - Palpigradida - Phylogeny - Systematics - Catalogue - Ecology - Biogeography - Bibliography.

INTRODUCTION

Les Palpigrades – Microteliphonida à l'origine – sont les derniers Arachnides découverts (mars 1885), quarante-sept ans après les Ricinuleidea (1838). Les uns et les autres ont longtemps été considérés comme rarissimes, avec toutefois des excep-

Manuscript accepted 03.01.1996.

Proceedings of the XIIIth International Congress of Arachnology, Geneva, 3-8.IX.1995.

tions locales, telles la Cueva de Florida, au Mexique, dont la population de Ricinules fut estimée à 11000 spécimens (MITCHELL 1969), les récoltes de Florence Rhine au Texas, dans un sol alluvial, qui ont fourni près de 200 représentants du Palpigrade *Eukoenuia florenciae* (Rucker) ou celles de J. Adis, en Amazonie, qui totalisent plus de 700 individus de *E. janetscheki* Condé. L'examen de la face inférieure de pots de fleurs légèrement enfoncés ou simplement posés sur le sol d'un jardin ombragé en Basse-Egypte a permis de capturer jusqu'à 7 spécimens en un quart d'heure (CONDÉ 1951). Les dalles du chemin entre les serres de la partie "Nursery" du Jardin Botanique de Bogor (Java) abritaient 3 espèces des genres *Eukoenuia*, *Koenuiodes* et *Prokoenuia* qui ont été récoltées par B. Hauser et C. Lienhard (CONDÉ 1990c).

Toutefois, l'extrême fragilité des Palpigrades n'a pas encore permis la réalisation d'élevages dépassant quelques semaines, de sorte que leur biologie nous demeure pratiquement inconnue. La densité des populations est trop faible pour espérer des observations de terrain exploitables d'autant que, sitôt découverts, les Palpigrades courent en zig-zag avec une grande agilité, avant de disparaître dans la moindre fissure. C'est la récolte d'individus flottant sur l'eau des gours ou des bassins d'élevage dans certaines grottes (Postojna, par exemple), qui pourrait constituer le point de départ d'observations en captivité, les animaux étant apparemment en meilleur état que ceux obtenus par triage (ou lavage) de sol ou de litière, ou par capture à vue.

La systématique et la biogéographie ont fait, en revanche, des progrès assez rapides, malgré le handicap de récoltes limitées à un unique spécimen, éventualité fréquente lors de chasses à vue dans les grottes¹, mais à laquelle le domaine endogé n'échappe pas toujours.

Dans son mémoire historique, H. JANETSCHKE (1957) a comparé les Palpigrades aux autres "Pédipalpes" (Schizomida, Telyphonida, Phrynichida, Solpugida) et a présenté leur répartition à l'échelle mondiale, puis à celle de l'Europe et de l'Afrique du Nord; un catalogue des 35 espèces recensées à l'époque précède une bibliographie extensive du groupe. Un inventaire plus récent est dû à ROWLAND & SISSOM (1980).

Nous tenterons ici, en résumant l'état des connaissances, de souligner les lacunes considérables qui subsistent.

POSITION SYSTÉMATIQUE

VAN DER HAMMEN (1977, 1982) a placé les Palpigrades aux côtés des Acariens Actinotrichida dans sa nouvelle classe des Epimerata, en supposant, sans preuves, un développement postembryonnaire semblable chez les deux groupes, soit 5 stades avant l'adulte, alors que 2 ou 3 seulement ont été identifiés chez les Palpigrades. Les Epimerata sont tenus pour les plus primitifs des Arachnides vivants et les premiers

¹ A titre d'exemple, le second spécimen connu d'une grotte des Pyrénées-Orientales (Crouanques, femelle juvénile, L. Deharveng et A. Bedos leg.) a été récolté le 12.07.1995, soit plus de 82 ans après la découverte du premier individu de la même espèce, le 12.04.1913 (Velmana, femelle holotype de *E. brolemanni* [Hansen], H.W. Brölemann leg.).

colons possibles des sols continentaux, à partir de formes littorales marines. La découverte de Palpigrades interstitiels (*Leptokoeneuia*) est un argument en faveur de cette hypothèse, même s'il ne s'agissait ici que d'un retour vers le milieu originel. SCHULTZ (1990: fig.4, table 3) a considéré les Palpigrades comme le taxon frère, phylogénétiquement primitif, de ses Tetrapulmonata (Araneae auct., Amblypygi, Uropygi).

Les Palpigrades actuels se répartissent clairement entre les deux lignées dites prokoenénienne (2 genres, 7 espèces) et eukoenénienne (4 genres, 71 espèces) qui méritent le rang familial. Le seul fossile authentique, *Paleokoeneuia*, est malheureusement inclassable dans ce système, le caractère morphologique essentiel (présence vs absence de vésicules opisthosomiennes sternales) n'ayant pas pu être observé.

ECOLOGIE

Fissures des sols non inondables (constaté au Gabon et confirmé en Amazonie), jusqu'à des profondeurs dépassant 1 m dans des vallées californiennes. Dans le sable des plages parfois, mais il ne s'agit là que de formes endogées (*Enkoeneuia* à Cuba et en Thaïlande, *Koeneiodes* aux Philippines). *Leptokoeneuia* récoltée en Mer Rouge, au Congo (Pointe Noire) et à Madagascar (Faux Cap), a été observée au contraire dans l'eau de mer où elle nageait sans mouvements désordonnés (MONNIOT 1966). Pour tous les autres Palpigrades, la surface de l'eau constitue un piège efficace, car la cuticule ne se mouille pas; c'est ainsi que des spécimens ont été extraits de filets à plancton, après une pêche dans un gour ou un lac souterrain (Liban, Sardaigne).

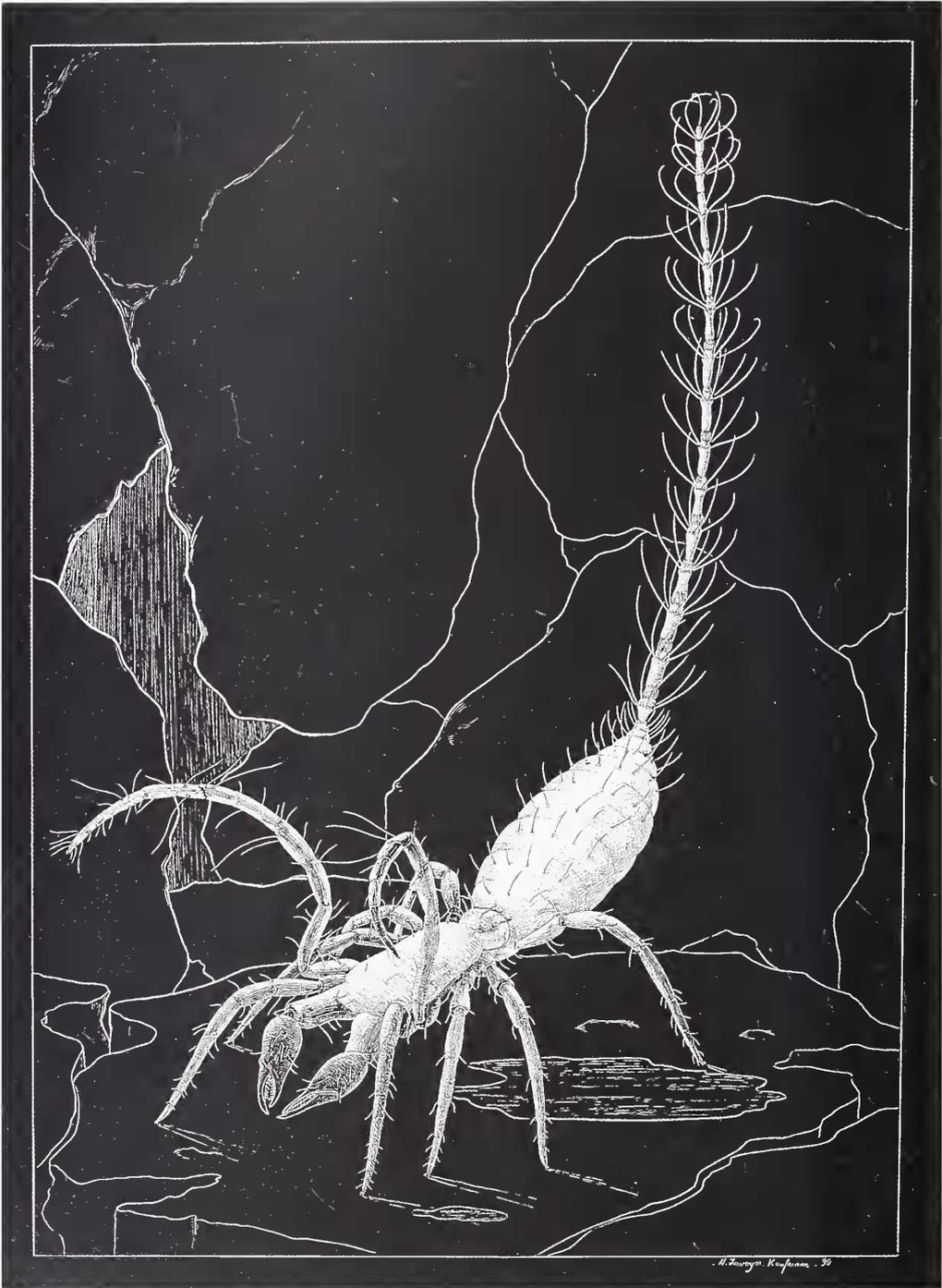
Dans les grottes, les Palpigrades se tiennent à l'abri sous des pierres reposant sur l'argile, sous des plaques d'argile, parmi des débris ligneux, mais aussi à l'air libre, déambulant sur le sol ou les parois, à proximité de guano parfois. L'hygrométrie et l'agitation de l'air dans la grotte semblent être les facteurs qui déterminent les différents comportements observés. Le lavage de terre a aussi permis la récolte de quelques spécimens.

L'origine inter-tropicale du groupe est indiscutable. En Europe, les deux espèces endogées superficielles (complexe de *E. mirabilis*) sont limitées à la zone de l'Olivier, le refuge des grottes ayant permis la survie d'espèces sous des climats plus rigoureux.

Deux cas de peuplement du domaine endogé par une espèce cavernicole sont connus dans un xérotisme en Basse-Autriche et en altitude (1265 m), au Tyrol septentrional.

RÉGIME ALIMENTAIRE

Le tractus digestif ne renferme aucun élément reconnaissable et la seule observation disponible est due à P. Weygoldt (com. pers.) qui a constaté la capture, à l'aide des chélicères, de petites proies, telles que des Collembolés, par des spécimens



captifs. Un régime carnivore (proies et débris dans le sol ou le guano) est le plus vraisemblable. La cavité buccale est garnie d'expansions cuticulaires qui pourraient faire office de filtre (ROWLAND & SISSOM 1980, SCHULTZ 1990, DUNLOP 1994).

REPRODUCTION

L'oeuf est inconnu et seuls des ovules mûrs ont été observés: deux ou trois de 100–120 µm de diamètre chez *E. mirabilis* (endogée), un ou deux de 130 x 250 µm chez *E. austriaca* (troglobie). Des spermatophores ont été observés dès 1901 par A. Rucker, dans le tractus génital des mâles, mais leur mode de transmission est ignoré. REMY (1949b, 1950) a décrit des organites claviformes, pédonculés, fixés au voisinage de l'orifice génital de la femelle, qu'il rapporte à des spermatophores. La spermiogénèse et le spermatozoïde, sans flagelle, ont été étudiés en microscopie électronique à transmission par ALBERTI (1979).

Les mâles sont généralement plus rares que les femelles, voire exceptionnels, et encore inconnus chez 37 des 78 espèces actuelles. Il y a ainsi de sérieuses présomptions de parthénogénèse dans certaines populations au moins. La sex-ratio de *E. mirabilis* est de 0,39 (9 mâles, 23 femelles) en Grèce, de 0,23 (12 mâles, 52 femelles) en Afrique du Nord. A Banyuls-sur-Mer, localité française bien connue de l'espèce, un seul mâle a été observé pour plusieurs centaines de femelles et aucun mâle n'a encore été récolté sur les îles atlantiques qui ont livré 50 femelles (2 à Madère, 48 aux Canaries). Le genre *Koeneniodes* n'a longtemps été représenté que par des femelles, malgré l'examen de plus de 250 spécimens. Le premier mâle connu fut le juvénile de *K. berndi*, du Sabah (CONDÉ 1988b) et, plus récemment, une population bisexuée (6 mâles, 24 femelles, sex-ratio 0,25) de *K. frondiger*, l'espèce la plus voisine de *K. berndi*, fut découverte sur Sulawesi; les femelles qui accompagnaient ces mâles possédaient un volumineux réceptacle dans le 2e volet génital au lieu du minuscule organite observé chez les autres femelles (CONDÉ 1994b). Enfin, *E. florenciae*, le Palpigrade ayant la plus vaste répartition géographique, n'est connu que par des femelles, mais il est possible que *E. hanseni*, du Mexique, corresponde à une population bisexuée de *E. florenciae*.

Aucun individu en mue n'a été observé jusqu'ici et l'existence de mues post-pubérales n'a été supposée que pour expliquer la présence occasionnelle de phanères supplémentaires chez certains mâles du complexe de *E. mirabilis* (REMY 1948).

Un stade prélarvaire (élatostase ou calyptostase) suivi de 4 autres étapes avant l'adulte, est l'hypothèse due à Van der Hammen. Une prélarve (? immobile) n'a jamais été rencontrée, ce qui n'est pas surprenant, mais ensuite trois stades larvaires (A₁, A₂, B ou C) chez les Prokoeneniidae et deux seulement (A, B ou C) chez les Eukoeneniidae ont été reconnus chez toutes les espèces représentées par un nombre suffisant d'exemplaires, B et C correspondant respectivement à la femelle et au mâle juvéniles.

FIG. 1. *Eukoenia spelaea* (Peyerimhoff), femelle adulte, dans la grotte de Mégevette, Haute-Savoie, altitude 1030 m. P. Strinati et Ch. Hug leg. 08.04.1989. Dessin de Mme Lavoyer-Kaufmann, Muséum d'histoire naturelle de Genève.

Les volets génitaux sont des formations appendiculaires des sternites II et III de l'opisthosome qui apparaissent sous une forme rudimentaire aux stades homologues B ou C et la reconnaissance du sexe à ces stades a été l'objet de nombreuses incertitudes, d'autant que 3 variantes ont été reconnues, chez les *Eukoeniidae*, pour chacun des sexes. Les doutes sont à présent levés: chez le mâle C, le volet du IIe sternite est déjà dédoublé (volets 1 et 2 de l'adulte); chez la femelle B, ce volet est unique (volet I de l'adulte); chez les deux sexes, l'ébauche des volets du IIIe sternite (volets 2 de la femelle, 3 du mâle) est nue, flanquée latéralement du phanère submédial (st_1) du sternite.

La mue qui conduit à l'adulte est caractérisée par un développement considérable des volets génitaux dans les deux sexes. Chez le mâle le premier volet acquiert 2 paires (3 dans un cas unique) de fusules sétiformes, à base plus ou moins renflée; un fin canal relie chaque fusule à une glande acineuse logée dans l'épaisseur du volet. Chez la femelle, l'aspect des volets est moins modifié, la chétotaxie du premier est plus dense, mais celle du second ne comporte que 3 paires de soies en général ou 2 seulement quelquefois, la paire antérieure, qui correspond aux phanères st_1 du sternite III qui ont été annexés, pouvant manquer; diverses sclérifications, ainsi qu'un réceptacle interne, sont utilisés en systématique.

La femelle présente aussi des modifications des structures glandulaires des sternites IV à VI et, chez *Koenuiodes* en particulier, l'acquisition de nouvelles formations. La femelle adulte de *K. madecassus* Remy ajoute aux modestes massifs glandulaires des segments V et VI de la femelle juvénile, une énorme formation trilobée occupant tout le segment IV, confluant avec le massif agrandi du Ve et débordant un peu en III; une protubérance en forme de dôme, garnie de 15 ou 16 phanères épais, occupe la région antérieure du sternite IV (CONDÉ 1996).

Parmi les huit espèces rapportées à *Koenuiodes*, le mâle des deux espèces² où l'adulte de ce sexe est connu, retient des caractères juvéniles et, comme les critères taxonomiques ont fait appel aux particularités des sternites IV à VI de la femelle adulte, l'attribution d'un mâle isolé peut être incertaine.

Des espèces du genre *Eukoenia* manifestent aussi une tendance "néoténique" chez les mâles: ceux du complexe *E. uivabilis-berlesei*, par exemple, n'acquièrent jamais les glandes ventrales et les phanères excréteurs du IVe sternite opisthosomien, présents chez des femelles adultes uniquement.

Dans un cas au moins (*Prokoenia javauca* Condé), de gros massifs glandulaires disposés par paires dans les segments IV à VI et surmontés de phanères épais (excréteurs), présents dès le stade A_1 , persistent chez la femelle adulte, mais manquent chez le mâle correspondant, les gros phanères associés étant remplacés par des poils ordinaires grêles.

L'histologie des glandes ventrales n'est connue que chez la femelle adulte de *Eukoenia mirabilis* où elles occupent les sternites IV et VI (MILLOT 1942). Elles évoquent certaines glandes séricigènes d'Araignées et l'élaboration de soie ne serait

² Le mâle de *K. spiniger* Condé, 1984b, découvert en Thaïlande (Chiang Mai, Doi Ithanon, Mae Cham Road), est en cours d'étude.

pas étonnante. La sécrétion est émise à l'extérieur par les gros phanères creux qui surmontent les masses glandulaires comme chez tous les autres Palpigrades. Les glandes ventrales antérieures (sternite IV) de cette espèce sont propres à la femelle adulte, les glandes postérieures (sternite VI) étant les seules présentes chez les juvéniles et le mâle adulte. Les femelles de certaines populations (Portugal, Canaries) n'acquièrent pas les glandes antérieures: aucun mâle n'a été récolté avec elles (0/50). En revanche, des mâles sont présents (4/8) chez l'espèce cavernicole de Madère (*E. madeirae* Condé) qui appartient au complexe *mirabilis-berlesei* et dont les femelles sont, elles aussi, dépourvues de glandes antérieures. L'absence de ces glandes ne semble donc pas liée à un mode particulier de reproduction (parthénogenèse vs bisexualité).

PHYLOGÉNIE

Bien que le groupe paraisse très homogène à un examen superficiel: tous petits (1–2,5 mm sans le flagelle), apigmentés et aveugles, les deux ensembles familiaux proposés, *Prokoeneniidae* et *Eukoeneniidae*, ne sont unis par aucune forme à caractères ambigus et c'est par défaut seulement que l'unique fossile ne peut être attribué à l'une plutôt qu'à l'autre. Lorsque BÖRNER (1901) crée les sous-genres *Prokoenenia* et *Eukoenenia*, il les distingue par la structure du volet génital antérieur, paire chez *Prokoenenia* – condition tenue pour primitive – et impaire chez *Eukoenenia*. En fait, Börner comparait le mâle de *Prokoenenia* à la femelle de *Eukoenenia*, à une époque où aucun mâle de ce dernier genre n'était décrit³. La présence de vésicules exsertiles opisthosomiennes dont les deux paires antérieures (sternites IV et V) apparaissent au second stade connu (A₂), suivies d'une troisième paire (sternite VI) au stade suivant (B ou C) et l'existence d'un stade supplémentaire (A dédoublé) chez les *Prokoeneniidae*, peuvent porter à tenir les *Eukoeneniidae* pour des formes ayant subi une contraction du développement post-embryonnaire, accompagnée par la perte des vésicules de l'opisthosome, considérées comme des formations appendiculaires, homologues des volets génitaux en II et III.

Cette interprétation porte une ombre sur l'origine marine du groupe à partir d'une parente de *Leptokoenenia* qui est une *Eukoeneniidae* typique⁴ et apparaît ainsi comme déjà plus spécialisée que les *Prokoeneniidae*. La répartition beaucoup plus restreinte de ces derniers, ainsi que le petit nombre d'espèces recensées en comparaison des *Eukoeneniidae*, peut évoquer un ancêtre distinct inconnu dont ils auraient conservé des caractères archaïques (stade A₂, vésicules sternales), perdus au cours de l'évolution plus active des *Eukoeneniidae*.

TENDANCES EVOLUTIVES

La forme générale du corps est peu variable: l'opisthosome est allongé, à bords subparallèles, chez *Leptokoenenia* et aussi chez *E. angusta* Hansen, trouvée une fois

³ Le premier mâle décrit et figuré est celui de *E. spelaea* (Peyerimhoff, 1902), mais pris pour une femelle adulte lors de la description de l'espèce (CONDE 1956).

⁴ Le spécimen de Madagascar (Faux-Cap) a été mentionné par REMY (1960:60) sous *Eukoenenia* sp. b, avec une courte diagnose, l'individu étant en mauvais état.

dans le sable d'une plage en Thaïlande, et chez *E. pyrenaella* Condé, d'une grotte de l'Ariège, qui pourrait être un hôte des fissures. Les autres espèces ont un opisthosome plus ou moins renflé avec un rétrécissement (pédoncule) au niveau du segment libre du prosome.

Les modifications les plus importantes sont présentées par des espèces troglobies du genre *Eukoenia*: augmentation de la taille (longueurs du corps, du bouclier prosomien, du basitarse IV, du flagelle) et valeurs des rapports bouclier/basitarse, basitarse/tibia, corps/flagelle etc. (tableau 1); les récepteurs sensoriels latéraux du prosome, constitués d'éléments plus ou moins fusiformes, se multiplient au cours du développement postembryonnaire, les adultes des espèces les plus avancées pouvant acquérir 8 à 13 éléments de chaque côte. Les endogés ne possèdent en général que 1 à 3 éléments, à de rares exceptions près (4 à 6) que l'on peut interpréter comme une prédisposition aux biotopes hypogés.

TABLEAU I
1 à 4: espèces endogées; 5 à 9: espèces cavernicoles.

	lt (mm)	B (mm)	fl (mm)	fla	lt/fl	bta (μ m)	bta/ti	B/bta	O.lat.
1. <i>E. angusta hiudua</i>	1,03	0,24	0,45	10	2,28	55,2	0,65	4,34	1
2. <i>E. paulinae</i>	0,89	0,23	—	—	—	65,5	0,79	3,51	3
3. <i>E. lienhardi</i>	0,60	0,22	—	—	—	67,5	0,82	3,25	2-3
4. <i>E. janetscheki</i>	0,96	0,22	—	—	—	74	0,90	2,97	4
\bar{X}	0,87	0,23	—	—	—	65,55	0,79	3,51	2,6
5. <i>E. gasparoi</i>	1,92	0,48	2,49	14	0,76	265	0,80	1,81	3
6. <i>E. patrizii</i>	1,85	0,47	3,25	14	0,57	266	1	1,76	8-10
7. <i>E. uaxos</i>	1,64	0,44	—	—	—	256	1,10	1,71	5
8. <i>E. thais</i>	1,02	0,36	—	—	—	223	1	1,61	12-13
9. <i>E. grafitii</i>	1,37	0,34	—	—	—	213	0,89	1,59	8
\bar{X}	1,56	0,42	2,87	14	0,66	244,74	0,95	1,69	8,4

Abréviations: lt = longueur du corps; B = longueur du bouclier prosomien; fl = longueur du flagelle; fla = nombre d'articles du flagelle; lt/fl = longueur du corps sur longueur du flagelle; bta = longueur du basitarse IV; bta/ti = longueur du basitarse IV sur longueur du tibia correspondant; B/bta = longueur du bouclier prosomien sur longueur du basitarse IV; O.lat. = nombre d'éléments aux organes latéraux du prosome.

Les 7 trichobothries portées par les pattes de la première paire, tenues relevées pendant la marche, sont communes à toutes les espèces: seule *E. uaxos* Condé possède une 8e trichobothrie sur le basitarse IV, à l'emplacement du trichome tergal proximal des autres espèces. Des représentants des autres genres (*Allokoenia*, *Koenneniodes*, *Prokoenia*) ont été parfois rencontrés dans les grottes, mais aucun ne présente des modifications liées au milieu souterrain.

COMMENTAIRE

La longueur du corps (flagelle exclu) est le critère le plus aléatoire, car il dépend de l'état d'extension du spécimen dans la préparation; la longueur du bouclier prosomien et plus encore celle du basitarse IV sont, au contraire, des mesures d'une grande précision et les valeurs de leurs rapports séparent clairement les endogés (moyenne 3.51), des troglobies (moyenne 1,69); il en est de même pour la longueur absolue du basitarse IV (moyennes 65,55 et 244,74 μm): le rapport bta/ti n'est neutre ou légèrement positif que chez les troglobies les plus avancés en ce qui concerne l'allongement des appendices.

SYSTÈME

Prokoeneniidae n. fam.

Diagnose: des vésicules opisthosomiennes sternales: deux paires au stade A_2 sur IV et V; trois paires, à partir de B ou C, sur IV à VI. Premier stade postembryonnaire (A) dédoublé en A_1 et A_2 .

Genres: *Prokoenenia* Börner, 1901 (comme sous-genre de *Koenenia*),
Triadokoenenia Condé, 1991c

Eukoeneniidae Petrunkevitch, 1955 (nom. nov. pro *Koeneniadae* Grassi & Calandruccio, 1885).

Diagnose: pas de vésicules opisthosomiennes sternales. Premier stade post-embryonnaire (A) unique.

Genres: *Eukoenenia* Börner, 1901 [comme sous-genre de *Koenenia* Grassi & Calandruccio, 1885, nom préoccupé par *Koenenia* Beushausen, 1884, Moll. Lamellibranches (PETRUNKEVITCH 1955)].

Allokoenenia Silvestri, 1913

Koeneniodes Silvestri, 1913

Leptokoenenia Condé, 1965

Incertae sedis

Genre: *Paleokoenenia* Rowland & Sissom, 1980

Catalogue des Arachnida Palpigradida,

avec mention du locus typicus de chaque taxon (*: grottes exclusivement; **: grottes, parfois MSS ou endogé; ***: endogé, accidentellement dans les grottes).

Famille **Prokoeneniidae** n. fam.

Genre **Prokoenenia** Börner, 1901

1. *P. asiatica* Condé, 1994, Thaïlande.
- **2. *P. californica* Silvestri, 1913, U.S.A.: Californie.
- *3. *P. celebica* Condé, 1994, Sulawesi.
4. *P. chilensis* Hansen, 1901, Chili.
5. *P. javanica*, Condé, 1980, Java.
6. *P. wheeleri* Rucker, 1901, U.S.A.: Texas.

Genre **Triadokoenenia** Condé, 1991

7. *T. millotorum* (Remy, 1950), Madagascar.

Famille **Eukoeneniidae** Petrunkevitch, 1955.

Genre **Eukoenenia** Börner, 1901

8. *E. angolensis* (Remy, 1956), Angola.
9. *E. angusta* (Hansen, 1901).
 - 9.1. *E. angusta angusta* (Hansen, 1901), Golfe du Siam.
 - 9.2. *E. angusta hindua* Condé, 1989, Inde.
 - 9.3. *E. angusta tamula* Remy, 1960, Inde.
10. *E. ankaratrensis* Remy, 1960, Madagascar.
11. *E. antanosa* (Remy, 1950), Madagascar.
- *12. *E. anstriaca* (Hansen, 1926).
 - 12.1. *E. anstriaca anstriaca* (Hansen, 1926), Slovaquie.
 - 12.2. *E. anstriaca peregrina* Condé, 1990, Italie: Lombardie.
 - 12.3. *E. anstriaca stinyi* (Strouhal, 1936), Autriche: Carinthie.
 - 12.4. *E. austriaca styriaca* Condé & Neuhertz, 1977, Autriche: Styrie.
13. *E. bara* (Remy, 1950), Madagascar.
14. *E. berlesei* (Silvestri, 1903).
 - *** 14.1. *E. berlesei berlesei* (Silvestri, 1903), Italie: Ombrie.
 - 14.2. *E. berlesei virginea* Condé, 1984, Petites Antilles.
- *15. *E. bonadonai* Condé, 1979, France, Alpes-Maritimes.
- *16. *E. bouillonii* Condé, 1980, France: Ariège.
- *17. *E. brigolij* Condé, 1979, Italie: Pouilles.
- *18. *E. broletuani* (Hansen, 1926), France: Pyrénées-Orientales.
19. *E. chartoni* (Remy, 1950), Madagascar.
- *20. *E. christiani* Condé, 1988, Malte.
- *21. *E. condei* Orghidan et al., 1982, Roumanie.
22. *E. deceptrix* Remy, 1960, Madagascar.
- *23. *E. deleta* Condé, 1992, Thaïlande.
24. *E. delphini* (Remy, 1950), Madagascar.
25. *E. depilata* Remy, 1960, Madagascar.
- *26. *E. draco* (Peyerimhoff, 1906).
 - 26.1. *E. draco draco* (Peyerimhoff, 1906), Majorque.
 - 26.2. *E. draco zariquiyi* (Condé, 1951), Espagne: Catalogne.

27. *E. florenciae* (Rucker, 1903), U.S.A.: Texas (= *E. buxtoni* Berland, 1914).
28. *E. fossati* Remy, 1960, Madagascar.
- *29. *E. gasparoi* Condé, 1988, Italie: Trieste.
- *30. *E. grafittii* Condé & Heurtault, 1995, Italie: Sardaigne.
31. *E. grassii* (Silvestri in litt., Hansen, 1901), Paraguay.
- ***32. *E. hauseni* (Silvestri, 1913), Mexique.
33. *E. hesperia* (Remy, 1953), Côte-d'Ivoire.
- *34. *E. hispanica* (Peyerimhoff, 1908), Espagne: Huesca.
- ***35. *E. improvisa* Condé, 1979, Guyane française.
36. *E. jautscheki* Condé, 1993, Brésil: Amazonie.
- *37. *E. juberthiei* Condé, 1974.
- 37.1. *E. juberthiei juberthiei* Condé, 1974, Liban.
- 37.2. *E. juberthiei cytheriaca* Condé, 1979, Grèce: Cythère.
- 37.3. *E. juberthiei hellenica* Condé, 1979, Grèce: Attique.
38. *E. kenyana* Condé, 1979, Kenya.
39. *E. lauteli* (Remy, 1950), Madagascar.
40. *E. lawrencei* Remy, 1987, Afrique du Sud, Natal.
41. *E. lienhardi* Condé, 1989.
- 41.1. *E. lienhardi lienhardi* Condé, 1980, Sumatra.
- 41.2. *E. lienhardi bolkih* Condé, 1993, Bornéo: Brunei.
- *42. *E. lyrifer* Condé, 1992, Thaïlande.
43. *E. machadoi* (Remy, 1950), Angola.
- *44. *E. madeirae* Strinati & Condé, 1996, Madère.
- *45. *E. margaretae* Orghidan et al., 1982, Roumanie.
- *46. *E. maros* Condé, 1992, Sulawesi.
47. *E. meridiana* Remy, 1960, Madagascar.
- ***48. *E. mirabilis* (Grassi & Calandruccio, 1885), Italie: Sicile.
- *49. *E. naxos* Condé, 1990, Grèce: Iraklia.
50. *E. necessaria* Remy, 1960, Madagascar.
- *51. *E. orghidani* Condé & Juberthie, 1981, Cuba.
- *52. *E. patrizii* (Condé, 1956), Italie: Sardaigne.
53. *E. pauli* Condé, 1979, Gabon.
54. *E. paulinae* Condé, 1994, Sulawesi.
- *55. *E. pretneri* Condé, 1977, Dalmatie.
- *56. *E. pyrenaella* Condé, 1990, France: Ariège.
- *57. *E. pyrenaica* (Hansen, 1926), France: Hautes-Pyrénées.
- *58. *E. renyi* Condé, 1974, Herzégovine.
59. *E. roquettei* (Mello-Leitão & Arlé, 1935) Brésil: Rio de Janeiro.
60. *E. sakalava* (Remy, 1950), Madagascar.
61. *E. siamensis* (Hansen, 1901), Golfe du Siam.
62. *E. singhi* Condé, 1989, Inde.
- **63. *E. spelaea* (Peyerimhoff, 1902).
- 63.1. *E. spelaea spelaea* (Peyerimhoff, 1902), France: Alpes de Haute-Provence (= *E. spelaea gineti* Condé, 1956, France: Vercors).

- 63.2. *E. spelaea hauseri* Condé, 1974, Croatie.
 63.3. *E. spelaea strouthali* Condé, 1972, Autriche: Tyrol.
 63.4. *E. spelaea vagvoelgyii* (Szalay, 1956), Hongrie.
 *64. *E. strinatii* Condé, 1977, Italie: Piémont.
 65. *E. subangusta* (Silvestri, 1903), Italie: Calabre.
 *66. *E. thais* Condé, 1988, Thaïlande.
 67. *E. trehai* Remy, 1960, Madagascar.

Genre **Allokoenenia** Silvestri, 1913

68. *A. afra* Silvestri, 1913, Guinée française.

Genre **Koeneriodes** Silvestri, 1913

69. *K. berndi* Condé, 1988, Bornéo: Sabah.
 70. *K. deharvengi* Condé, 1981, Philippines: Mindoro.
 ***71. *K. frondiger* Remy, 1950, Madagascar.
 72. *K. leclerci* Condé, 1992, Thaïlande.
 73. *K. madecassus* Remy, 1950 Madagascar.
 74. *K. malagorum* Remy, 1960, Madagascar.
 75. *K. notabilis* Silvestri, 1913, Guinée française.
 76. *K. spiniger* Condé, 1984, Thaïlande.

Genre **Leptokoenenia** Condé, 1965

77. *L. gerlachi* Condé, 1965, Mer Rouge.
 78. *L. scurra* Monniot, 1966, Congo.

Incertae sedis

Genre **Paleokoenenia** Rowland & Sissom, 1980 (incertae sedis)

79. *P. mordax* Rowland & Sissom, 1980, U.S.A.: Arizona (probablement Pliocène).

Species inquirendae

Allokoenenia sp. CONDÉ 1992, Thaïlande (juv. A. C).

Eukoenenia lusitana Remy in litt. *It*: CONDÉ 1981c, Portugal. Désigne les femelles adultes de *E. mirabilis* dépourvues du complexe glandulaire du IV^e urosternite (? néoténie). Sans valeur nomenclaturale.

Eukoenenia cf. *delphiui* REMY 1960, Madagascar (ad. ♀).

– cf. *draco* CONDÉ 1977, Espagne: Castellon de la Plana (juv. B).

– cf. *grassii* CONDÉ 1974, Chili (ad. ♂, ♀, juv. C).

– cf. *hanseui* REMY 1950, Madagascar (juv. B).

– cf. *lawrencei* CONDÉ 1980, Nouvelle-Guinée Papouasie (juv. B).

- cf. *lyrififer* CONDÉ 1992, Thaïlande (ad. ♀).
- cf. *necessaria* REMY 1960, Madagascar (ad. ♂).
- cf. *spelaea* CONDÉ 1975, France: Savoie (juv. A).
- cf. *spelaea* BRIGNOLI 1976, Italie: Piémont (? juv., prosoma seul).

Koeleniodes cf. frondiger CONDÉ 1981, Nouvelle-Guinée Papouasie (juv. B).

Koelenia sp. WICHMANN 1926, Autriche: grotte région du Dürrenstein.

- sp. ZWALUWENBERG 1931, Hawaii.
- sp. REMY 1948, Cuba: Cuevas de Bellamar (juv. = *E. orghidani* Condé & Juberthie, 1982).
- sp. REMY 1950, Maroc (juv. B).
- sp. CANALS & VIÑAS 1969, Maroc: grotte de Kef Aziza.

Eukenenia sp. REMY 1959, Natal (juv. A et B = B et C de *E. lawrencei* CONDÉ 1981a).

- sp. REMY 1960b, Pondichéry (= *E. augusta hindua* Condé, 1989).
- sp. BAJOMI 1969, Hongrie: grotte "Meteor" (= *E. spelaea vagvoelgyii* [Szalay, 1956]).
- sp. CONDÉ 1972 et 1975, Autriche: Tyrol, endogée (juv. A, *E. spelaea-austriaca*).
- sp. BOURNE 1974, France: Savoie (juv. A, cf. *E. spelaea* CONDÉ 1975).
- sp. CONDÉ 1977, Italie: Piémont (? juv., prosoma seul).
- sp. CONDÉ 1979b, Gabon (juv. B).
- sp. CONDÉ 1980, Nouvelle-Calédonie (juv. A).
- sp. CONDÉ 1986, Cuba: plage (ad. ♂, épilé).
- sp. CONDÉ 1987a, Brésil (= *E. janetscheki* Condé, 1993).
- sp. CONDÉ 1987b, Grèce: Herakleia (sic) (= *E. naxos* Condé, 1990a).
- sp. CONDÉ 1988b, Paraguay (juv. B, ? *E. grassii* Hansen, 1901).
- sp. CONDÉ 1994b, Sulawesi (juv. A, ? *E. paulinae* Condé, 1994).

Koeleniodes sp. LAWRENCE 1947, Natal: Pietermaritzburg.

Leptokoelenia sp. CONDÉ 1988a, Madagascar (= REMY 1960 *Eukenenia* sp. b) (ad. ♀).

Prokoelenia sp. BRIGGS & UBICK 1981, U.S.A.: Californie.

Palpigrade: GLENNIE 1947 et in litt. (25.08.56), Inde: Dehra Dun, grotte Moila Swallet, altitude ca 2500 m.

- : BENEDICT et al. 1979, U.S.A.: Oregon, Malheur Cave.

Micro whip-scorpions: BRIGGS 1986, U.S.A.: Californie, Chrome Cave et Grapevine Gulch Cave.

BIOGEOGRAPHIE

Les limites de l'aire de répartition du groupe sont les 48°N et 40°S, la majorité des espèces septentrionales étant confinées dans les grottes et, à une exception près, n'appartenant pas à la lignée des formes endogées superficielles (complexe *mirabilis-berleseii*) qui ont survécu dans la région périméditerranéenne et qui pénètrent parfois, plus ou moins profondément, dans les grottes: *E. mirabilis* en Grèce (Cythère, Crète,

Iraklia) et en France (Gard)⁵; *E. berlesei* en Sardaigne (grotta del Carmelo, Sassari, une femelle adulte, inédit).

Des cavernicoles peu modifiés, tels *E. christiani* Condé, de Malte ou *E. jubertihiei* Condé, du Liban et de Grèce, pourraient être alliés à *E. subangusta* Silvestri, espèce italienne jamais retrouvée depuis sa description (l'unique spécimen en collection a été revu, CONDÉ 1990b), en raison sans doute d'un habitat endogé profond qui n'a plus été prospecté.

En Europe, les espèces troglomorphes les plus remarquables sont, au contraire, apparentées à des lignées intertropicales et peuvent être considérées comme des reliques de périodes chaudes. Dans les régions tropicales explorées de ce point de vue, Indonésie et Célèbes, les troglobies, à divers stades de l'évolution cavernicole, et les endogés se partagent la même région: une évolution sur place est alors concevable.

Eukoenenia, avec 60 espèces, parmi lesquelles 27 n'ont été trouvées que dans les grottes, l'une d'elles colonisant exceptionnellement le milieu souterrain superficiel (MSS), est de loin le genre le plus diversifié et le seul présentant une évolution cavernicole avancée en Europe (22 espèces), dans la région orientale (4 espèces) et à Cuba (1 espèce).

Koeneriodes occupe la seconde position avec 8 espèces, en Afrique occidentale (1 espèce) et dans la région orientale, du Sud de la Chine à Madagascar et aux Mascareignes (7 espèces).

Allokoenenia et *Leptokoenenia* ne comptent chacun qu'une espèce sûre (*A. afra* Silvestri, en Guinée et *L. scurra* Monniot, au Congo), une seconde n'étant connue que par des juvéniles A et C pour *Allokoenenia* (Thaïlande), un juvénile A (Mer Rouge) et une femelle adulte, presque illisible sur la préparation (Madagascar), pour *Leptokoenenia*.

L'histoire des Prokoeneriidae est particulièrement instructive. Découverts au Texas (*P. wheeleri* Rucker, 1901), puis retrouvés au Chili (*P. chilensis* Hansen, 1901) et en Californie (*P. californica* Silvestri, 1913) où ils semblent communs, cette répartition avait retenu l'attention de JEANNEL qui écrivait (1944) "il serait fort possible que les *Prokoenenia* sud-américaines soient les restes d'une lignée paléantarctique, dont la trace devra être recherchée en Australie ou en Nouvelle-Zélande". Ce souhait est demeuré sans suite, les Palpigrades étant inconnus en Nouvelle-Zélande et représentés en Australie par *E. mirabilis*⁶, probablement importée d'Europe avec des ceps de vigne (LEE & SOUTHCOTT 1979). La découverte du phylum dans l'ancien monde est due à REMY (1950) qui récolte à Madagascar (Nosy Be, Tuléar) un Palpigrade extraordinaire: outre les vésicules opisthosomiennes des Prokoenenia, il est le seul à posséder 3 paires de fusules sur le premier volet génital du mâle et un organe frontal médian absent ou très rudimentaire "non vu (absent ?)" précise REMY (1950).

⁵ Citée par erreur de l'Ain, grotte du Cormoran, peuplée par *E. spelaea* (CONDÉ 1977: 666).

⁶ Détermination confirmée par l'examen de spécimens (5 femelles adultes et 4 juvéniles) récoltés dans les piedmonts (foothills), à l'est d'Adélaïde, par D.C. Lee (South Australian Museum) qui me les a communiqués.

La seconde surprise fut la présence de *Prokoenenia*, tout à fait typiques celles-là, dans les récoltes de B. Hauser à Java, dans le Jardin Botanique de Bogor (*P. javanica* Condé, 1990), puis dans celles de P. Leclerc en Thaïlande (*P. asiatica* Condé, 1994b) et à Sulawesi (*P. celebica* Condé, 1994b).

J'ai saisi cette occasion pour revoir les spécimens malgaches de *P. millitorum* pour lesquels j'ai proposé le nouveau genre *Triadokoenenia*, en référence aux trois paires de fusules des mâles. J'ai pu confirmer l'existence, chez cette espèce, du stade A₂, connu par les deux spécimens observés par A. Rucker, alors qu'elle disposait de quelque 90 individus du stade A₁. Le juvénile A₂ a été décrit également chez *P. asiatica* Condé.

Une révision des espèces américaines s'impose: *chilensis* n'est connue que par un spécimen (femelle probablement immature, selon HANSEN 1901) et, compte tenu de l'important dimorphisme sexuel portant sur les phanères glandulaires des urosternites IV à VI chez *P. javanica* (Condé 1990c: 689-690), il se pourrait que *californica* et *wheeleri* ne soient que les deux sexes d'une même espèce, d'autant que la fig. I qui illustre la description originale de *P. californica* (SILVESTRI 1913: 212) compare le mâle de *californica* (fig. I, 2) à la femelle de *wheeleri* (fig. I, 5) dont les sternites IV à VI sont plus pileux, ce qui est considéré par l'auteur comme un caractère spécifique important.

D'autre part, les *Prokoenenia* orientales possèdent, sur le tibia de la patte locomotrice IV, une trichobothrie latéro-dorsale qui remplace un phanère ordinaire du verticille subapical des autres Palpigrades et qui n'a été ni représentée, ni mentionnée chez les espèces américaines.

La région orientale semble avoir été un foyer d'évolution important dans l'histoire des Palpigrades: tous les genres actuels y sont représentés et leur dispersion, jusque dans la région madécasse, en particulier, est un fait bien établi (CONDÉ 1996).

En dehors de l'Australie, où des Palpigrades autochtones existent sans aucun doute, au moins dans la péninsule du Queensland, puisqu'ils sont présents en Nouvelle-Guinée Papouasie (*Eukoenenia* cf. *lawrencei*, femelle juv. B et *Koeneniodes* cf. *frondiger*, femelle juv. B), ils semblent très rares en Nouvelle-Calédonie (un seul immature A dans un triage d'humus de la Montagne des Sources). Leur absence au Japon, où une recherche intensive sur la faune du sol s'est développée au cours des dernières années, ne s'explique pas, d'autant qu'elle a été confirmée par 4 semaines de prospection pédozoologique du 19.IX. au 14.X.1994, de la limite nord de Honshu jusqu'à l'île la plus méridionale Iriomote, au cours desquelles B. Hauser et C. Lienhard ont effectué beaucoup de prélèvements de sol et de nombreuses récoltes à vue où la présence de Palpigrades ne pouvait échapper à ces collecteurs spécialisés.

L'Afrique du Nord n'a livré que les deux espèces méditerranéennes communes (*E. mirabilis*, *E. berlesci*) et *E. florenciae* Rucker, le Palpigrade le plus cosmopolite (un Palpigrade [*Koenenia* sp.] a été cité de l'intérieur de la grotte de Kef Aziza, au Maroc [CANALS & VIÑAS 1969], mais il n'a pas été possible de localiser ce spécimen dans une collection. O. Escola [in litt. 16.1.79] m'a précisé qu'aucun Palpigrade africain ne se trouvait au Museo de Zoología de Barcelona et il croit à une erreur des participants de l'expédition "Atlas - 68"). Le domaine africanotropical n'a été que peu

prospecté: les types de *Allokoenenia* et *Koeneiodes* en Guinée, *E. hesperia* Remy en Côte-d'Ivoire, *E. pauli* Condé au Gabon, *Leptokoenenia scurra* Monniot au Congo, *E. angolensis* Remy et *machadoi* Remy en Angola, *E. kenya* Condé (une espèce à affinités orientales du groupe de *angusta* Hansen) au Kenya et *E. lawrencei* Remy, apparentée elle aussi à des formes asiatiques (*singhi* Condé, *lieuhardi* Condé), au Natal.

Le continent américain reste le plus défavorisé (CONDÉ 1987a): trois espèces seulement aux Etats-Unis (les deux *Prokoenenia* et *E. florenciae* (Rucker), une au Mexique (*E. hanseni* (Silvestri), peut-être la forme bisexuée de *E. florenciae*) et six⁷ dont deux incertaines (*P. chilensi* Hansen, *E. roquettei* Mello-Leitão & Arlé, des environs de Rio de Janeiro) en Amérique du Sud: *E. grassii* (Silvestri) et *florenciae* (Rucker) au Paraguay, *E. hanseni* (Silvestri) en Colombie et Argentine, *E. janetscheki* Condé en Amazonie brésilienne et *improvisa* Condé en Guyane française.

La région caraïbe a livré une sous-espèce de *E. berleseii* (*virginea* Condé, de St John, Virgin Islands) et le seul troglobie authentique du Nouveau Monde (*E. orghidani* Condé et Juberthie), de la Cueva de Bellamar, à Cuba, qui semble appartenir au groupe *E. draco* (Peyerimhoff), de grottes de Majorque et de Catalogne.

CONCLUSION

Un siècle après la découverte des Palpigrades dans la campagne de Catania et en rappelant le nom spécifique du premier d'entre eux: *mirabilis* (du latin admirable, merveilleux, étonnant, singulier), on est en droit de s'interroger sur l'impact de leur apparition dans le monde des Arachnologues.

Les quinze premières années ont été particulièrement fastes: morphologie, anatomie et systématique sont l'objet de travaux remarquables pour l'époque (GRASSI & CALANDRUCCIO 1885, HANSEN & SÖRENSEN 1897, BÖRNER 1901, RUCKER 1901 et 1903a et b, PEYERIMHOFF 1902, SILVESTRI 1905). Dès 1901 (BÖRNER), les deux grands phylums ont été reconnus, mais des incertitudes sur la reconnaissance des sexes et des stades de développement subsisteront, malgré des observations précises de RUCKER (*loc. cit.*). En 1913, SILVESTRI propose une clé des genres en y incluant ses deux nouvelles coupes: *Allokoenenia* et *Koeneiodes*. Deux autres genres seulement, *Leptokoenenia* et *Triadokoenenia*, verront le jour dans la faune actuelle.

Les années suivantes ne sont marquées que par de rares publications sans grande portée, jusqu'aux travaux d'anatomie et d'histophysiologie de J. MILLOT (1942, 1943). Presque en même temps, les nombreuses récoltes de REMY vont le conduire à une longue série de travaux (24 notes, de 1942 à 1962, année de sa mort en Mission au Gabon). Un jour de 1945, P. Remy me confia quelques endogés récoltés par J.R. Denis et lui-même aux environs de Banyuls; un Palpigrade se trouvait parmi eux et il

⁷ *E. florenciae* et *E. hanseni* sont comptées ici pour une seule espèce, aucun mâle n'étant encore connu hors du Mexique, ce qui justifierait alors le nom de *hanseni*.

me fut vivement conseillé de m'initier à l'étude d'un groupe tout nouveau pour moi. Le spécimen en question était un mâle adulte, le premier représentant de ce sexe observé à Banyuls et le troisième connu si l'on en croit la littérature. J'ai dessiné avec soin les volets génitaux, en découvrant au passage les fusules et leurs glandes (CONDE 1948). REMY devait constater plus tard (1949) que j'avais décrit, sans le savoir, le premier mâle de *E. mirabilis*, les deux spécimens attribués à cette espèce par F. Silvestri appartenant en fait à *E. berleseii*.

Comme il était difficile d'en rester là, j'ai adopté le groupe progressivement, les cavernicoles d'abord, puis les endogés après la disparition de P. Remy.

Je dois une reconnaissance toute particulière au Muséum d'Histoire naturelle de Genève qui a mis à ma disposition les remarquables collections de sa Palpigradothèque et a assumé la publication de la plupart de mes travaux.

BIBLIOGRAPHIE

Outre les travaux référencés dans le texte, cette liste inclut les publications postérieures à 1977, et quelques unes antérieures à cette date, qui ne figurent pas dans la liste bibliographique de ROWLAND & SISSOM 1980.

- ADIS, J. 1991. Prancha de identificação para os arácnidos neotropicais (Arthropoda) (Em Portugues e Alemão). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 26: 55-63.
- ALBERTI, G. 1979. Zur Feinstruktur der Spermien und Spermioctogenese von *Prokoenenia wheeleri* (Rucker, 1901) (Palpigradi, Arachnida). *Zoomorphologie* 94: 111-120.
- ALBERTI, G. 1995. Comparative spermatology of Chelicerata: review and perspective, pp. 203-230. In: *Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy* (B.G.M. JAMIESON, J. AUSIÓ & J.-L. JUSTINE, eds). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 166.
- BAJOMI, D. 1969. Examen faunistique de la grotte "Météor" (Hongrie) (Biospeologica Hungarica, XXIX). *Opuscula Zoologica Instituti Zoosystematici Universitatis Budapestinensis* 9: 235-247.
- BENEDICT, E.M. et al. 1980. A status report on a long term ecosystem study of Malheur Cave, Harney County, Oregon. *Quarterly Journal of the National Speleological Society* 42: 28.
- BERTRAND, M. 1980. Les Palpigrades de Corse: un peuplement reflétant l'histoire de la Méditerranée occidentale. *Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse* 101: 105-112.
- BÖRNER, C. 1901. Zur äußeren Morphologie von *Koenenia mirabilis* Grassi. *Zoologischer Anzeiger* 24: 537-556.
- BOURNE, J.D. 1974. Un Arachnide intéressant de la grotte de Verel de Montbel (Savoie). *Hypogées (Les Boueux)* 33: 2 pp.
- BRIGGS, T.S. 1986. Micro whip-scorpions in southwestern caves. *North American Biospeleology Newsletter* 34: 12.
- BRIGGS, T.S. & UBICK, D. 1981. Studies on cave harvestmen of the Central Sierra Nevada with descriptions of new species of *Banksula*. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 42: 315-322.
- CANALS, M. & VIÑAS, R. 1969. «Atlas 68». *Espeleóleg* 8: 325-332.
- CAODURO, G., OSELLA, G. & RUFFO, S. 1994. La fauna cavernicola della regione Veronese. *Memorie del Museo Civico di Storia Naturale di Verona* 11: 7-144.
- CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. 1958. Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites. *Pergamon Press, London*, XIV + 228 pp.
- CONDÉ, B. 1948. Sur le mâle de *Koenenia mirabilis* Grassi (Arachnides Palpigrades). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 20: 252-253.

- CONDÉ, B. 1956. Microtéliphonides cavernicoles des Alpes de Provence et du Vercors. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 28:199–204, 512–518.
- CONDÉ, B. 1977. Nouveaux Palpigrades du Muséum de Genève. *Revue suisse de Zoologie* 84: 665–674.
- CONDÉ, B. 1978. Diplopodes Pénicillates, Diploures Campodéidés et Palpigrades des îles Ponziennes. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 15: 273–277.
- CONDÉ, B. 1979a. Palpigrades de Grèce, de Guyane et du Kenya. *Revue suisse de Zoologie* 86: 167–179.
- CONDÉ, B. 1979b. Premiers Palpigrades du Gabon. *Annales des Sciences Naturelles. Zoologie et Biologie Animale* (13e s.) 1: 57–62.
- CONDÉ, B. 1979c. Palpigrades d'Europe méridionale et d'Asie tropicale. *Revue suisse de Zoologie* 86: 901–912.
- CONDÉ, B. 1980. Palpigrades de Papouasie et des Pyrénées. *Revue suisse de Zoologie* 87: 761–769.
- CONDÉ, B. 1981a. Données nouvelles sur *Eukoenia lawrencei* Remy (Arachnides, Palpigrades). *Revue suisse de Zoologie* 88: 447–454.
- CONDÉ, B. 1981b. Le Palpigrade des serres du Muséum: *Koenuia buxtoni* Berland. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* (4e s.) 3 A: 181–186.
- CONDÉ, B. 1981c. Palpigrades des Canaries, de Papouasie et des Philippines. *Revue suisse de Zoologie* 88: 941–951.
- CONDÉ, B. 1984a. Les Palpigrades: quelques aspects morpho-biologiques. *Revue Araclnologique* 5: 133–143.
- CONDÉ, B. 1984b. Palpigrades d'Europe, des Antilles, du Paraguay et de Thaïlande. *Revue suisse de Zoologie* 91: 369–391.
- CONDÉ, B. 1986. Acquisitions récentes chez les Palpigrades. *Mémoires de Biospéologie* 12: 33–35.
- CONDÉ, B. 1987a. Les Palpigrades du nouveau monde: état des connaissances. *Mémoires de la Société Royale Belge d'Entomologie* 33: 67–73.
- CONDÉ, B. 1987b. Les Palpigrades des îles de la Méditerranée (Arachnida Palpigradida). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 112: 215–219.
- CONDÉ, B. 1988a. Palpigradida, pp. 425–427. In: Introduction to the study of Meiofauna (R.P. Higgins and H. Thiel, eds). *Smithsonian Institution Press, Washington D.C.*, 488 pp.
- CONDÉ, B. 1988b. Nouveaux Palpigrades de Trieste, de Slovénie, de Malte, du Paraguay, de Thaïlande et de Bornéo. *Revue suisse de Zoologie* 95: 723–750.
- CONDÉ, B. 1989. Palpigrades (Arachnida) endogés de l'Inde et de Sumatra. *Revue suisse de Zoologie* 96: 411–424.
- CONDÉ, B. 1990a. Palpigrades (Arachnida) de grottes d'Europe. *Revue suisse de Zoologie* 96: 823–840.
- CONDÉ, B. 1990b. *Eukoenia subangusta* (Silvestri), Palpigrade européen méconnu. *Revue suisse de Zoologie* 97: 249–256.
- CONDÉ, B. 1990c. Palpigrades endogés de Singapour et de l'Indonésie. *Revue suisse de Zoologie* 97: 681–697.
- CONDÉ, B. 1990d. L'aire génitale mâle des Palpigrades. *Comptes Rendus du XIIème Colloque européen d'Araclnologie* (= *Bulletin de la Société Européenne d'Araclnologie*, hors série 1): 64–69.
- CONDÉ, B. 1991a. Le Palpigrade *Eukoenia mirabilis* dans les Archipels macaronésiens. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 28:119–124.
- CONDÉ, B. 1991b. *Prokoenuia millitorum* Remy, type du nouveau genre *Triadokoenuia* (Arachnida, Palpigradida). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* (4e s.) 13 A: 351–360.
- CONDÉ, B. 1992a. Palpigrades cavernicoles et endogés de Thaïlande et des Célèbes (1ère note). *Revue suisse de Zoologie* 99: 655–672.

- CONDÉ, B. 1992b. Un Palpigrade énigmatique de Thaïlande avec une brève revue des grandes divisions de l'Ordre. *Revue suisse de Zoologie* 99: 741-746.
- CONDÉ, B. 1993a. Palpigrades de Brunei et de Hong Kong. *Revue suisse de Zoologie* 100: 25-29.
- CONDÉ, B. 1993b. Description du mâle de deux espèces de Palpigrades. *Revue suisse de Zoologie* 100: 279-287.
- CONDÉ, B. 1993c. Le dimorphisme sexuel des Palpigrades. *Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles* 116: 67-73.
- CONDÉ, B. 1994a. Campodéidés et Palpigrades de la grotte Fourgassié, Guyane française. *Mémoires de Biospéologie* 20: 55-62.
- CONDÉ, B. 1994b. Palpigrades cavernicoles et endogés de Thaïlande et de Célèbes (2e note). *Revue suisse de Zoologie* 101: 233-263.
- CONDÉ, B. 1996. Palpigrades à répartition indo-madécasse et morphogenèse postembryonnaire de *Koeneniodes madecassus* Remy. *Revue suisse de Zoologie* (sous presse).
- CONDÉ, B. & HEURTAULT, J. 1994. Palpigrades de Sardaigne, avec description d'une seconde espèce troglobie. *Bollettino dell' Accademia Gioenia di Scienze Naturali* 26: 65-75.
- CONDÉ, B. & JUBERTHIE, C. 1981. *Eukoenia orghidani* n. sp., palpigrade cavernicole de Cuba. *Résultats des Expéditions biospéologiques cubano-roumaines à Cuba* 3: 95-101.
- DEHARVENG, L. & LECLERC, P. 1989. Recherches sur les Faunes Cavernicoles d'Asie du Sud-Est. *Mémoires de Biospéologie* 16: 91-110.
- DUCHAT D'AUBIGNY, J. LE. 1980. Bibliographie des Inventaires faunistiques de France 1758-1979. Palpigrades. *Inventaires de Faune et de Flore* 11: 35-40.
- DUNLOP, J.A. 1994. Filtration mechanisms in the mouthparts of tetrapulmonates arachnids (Trigonotarbitida, Araneae, Amblypygi, Uropygi, Schizomida). *Bulletin of the British Arachnological Society* 9: 167-273.
- GLENNIE, E.A. 1947. Cave Fauna. *Journal of the Bombay Natural History Society* 46: 587-593.
- GRASSI, B. & CALANDRUCCIO, S. 1885. Intorno ad un nuovo Aracnide Artrogastro (*Koenenia mirabilis*) che crediamo rappresentante d'un nuovo ordine (Microteliphonida). *Naturalista Siciliano* 4: 127-133, 162-169.
- HAMMEN, L. VAN DER. 1977. A new classification of Chelicerata. *Zoologische Mededelingen* 51: 307-319.
- HAMMEN, L. VAN DER. 1982. Comparative studies in Chelicerata II. Epimerata (Palpigradi and Actinotrichida). *Zoologische Verhandlungen* 196: 3-69.
- JANETSCHKE, H. 1948. Über einige für Nordtirol neue oder wenig bekannte Gliederfüßler. *Tiroler Heimatblätter* 23: 182-190.
- JANETSCHKE, H. 1950. Die tierische Besiedlung Nordtiroler Höhlen in ihren Beziehungen zum Problem der alpinen Präglazialrelikte. *Natur und Land* 36: 84-90.
- JANETSCHKE, H. 1957. Der seltsamste Tier Tirols. Palpenläufer (Arachnida, Palpigradida): Stellung, Verbreitung, Arten, Bibliographie. *Schlern-Schriften* 158: 192-214.
- JEANNEL, R. 1944. Les fossiles vivants des cavernes. *Gallimard*, 321 pp.
- LEE, D.C. & SOUTHCOTT, R.V. 1979. Spiders and other Arachnids of South Australia. *South Australian Year Book* 19: 2.
- MILLOT, J. 1942. Sur l'anatomie et l'histophysiologie de *Koenenia mirabilis* Grassi (Arachnida Palpigradi). *Revue française d'Entomologie* 9: 33-51.
- MILLOT, J. 1943. Notes complémentaires sur l'anatomie, l'histophysiologie et la répartition géographique en France de *Koenenia mirabilis* Grassi (Arachnida Palpigradi). *Revue française d'Entomologie* 9: 127-135.
- MILLOT, J. 1948. Revue générale des Arachnides de Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* 1: 127-145.
- MITCHELL, R.W. 1969. Population size and dispersion patterns of ricinuleids. *Year Book of the American Philosophical Society* 1969: 319-320.
- MONNIOT, F. 1966. Un Palpigrade interstitiel: *Leptokoenenia scurra* n. sp. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol* 3: 41-64.

- NENILIN, A.B. 1987. Geographical distribution of Palpigrads (Arachnida). *Zoologicheskii Zhurnal* 66: 1477–1483 (en russe, résumé anglais).
- ORGHIDAN, T., GEORGESCU, M. & SARBU, B. 1982. Deux espèces nouvelles d'*Eukoenenia* (Arachnida, Palpigradida) vivant dans les grottes de Roumanie. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Gr. Antipa"* 24: 19–27.
- PEYERIMHOFF, P. de. 1902. Découverte en France du genre *Kaenenia* (sic) (Arachn. Palpigradi). *Bulletin de la Société Entomologique de France* 1902: 280–283.
- PRICE, D.W. 1975. Vertical distribution of small Arthropods in a California pine forest soil. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 174–180.
- PRICE, D.W. & BENHAM JR., G.S. 1977. Vertical distribution of soil-inhabiting Microarthropods in an agricultural habitat in California. *Environmental Entomology* 6: 575–580.
- REMY, P. 1948. Sur la répartition du Palpigrade *Koenenia mirabilis* Grassi en France et en Algérie. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* (2e s.) 20: 254–259.
- REMY, P. 1949a. Palpigrades de Corse. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* (2e s.) 21: 218–223.
- REMY, P. 1949b. Sur la biologie sexuelle des Palpigrades. *Bulletin de la Société des Sciences de Nancy* (n. s.) 8: 41–42.
- REMY, P.A. 1950. Palpigrades de Madagascar. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* 4: 135–164.
- REMY, P.A. 1960⁸. Palpigrades de Madagascar II. *Mémoires de l'Institut Scientifique de Madagascar* 13: 33–66.
- ROWLAND, J.M. & SISSOM, W.D. 1980. Report on a fossil Palpigrade from the Tertiary of Arizona and a review of the morphology and systematics of the order (Arachnida: Palpigradida). *Journal of Arachnology* 8: 69–86.
- RUCKER, A. 1901. The Texan *Koenenia*. *American Naturalist* 35: 615–630.
- RUCKER, A. 1903a. Further observations on *Koenenia*. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik* 18: 401–434.
- RUCKER, A. 1903b. A new *Koenenia* from Texas. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 47: 215–231.
- SALT, G. 1952. The Arthropod population of the soil in some East African pastures. *Bulletin of Entomological Research* 43: 203–220.
- SCHULTZ, J.W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* 6: 1–38.
- SILVESTRI, F. 1905. Note Arachnologiche I-III. I Specie italiane del genere *Koenenia* con descrizione delle femmine giovani e del maschio della *K. mirabilis*. *Redia* 2: 239–253.
- SILVESTRI, F. 1913. Novi generi e specie di Koeneniidae (Arachnida, Palpigradi). *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria della R. Scuola Superiore d'Agricoltura, Portici*, 7: 211–217.
- SIMON, E. 1896. Arachnides, pp. 92–93. In: DOLLFUS A.: Recherches zoologiques dans les Serres du Muséum de Paris. *Feuille des Jeunes Naturalistes* 26: 90–94.
- STAROBOGATOV, YA.I. 1985. Position systématique et système de l'ordre des Aranéides (Aranei-formes). *Proceedings of the Zoological Institute Leningrad* 139: 4–7 (en russe).
- STRINATI, P. & CONDÉ, B. 1996. Grottes et Palpigrades de Madère. *Mémoires de Biospéologie* 22: 161–168.
- ZWALUWENBURG, R.H. VAN. 1931. The Soil Fauna of Sugar Cane Fields, pp. 343–344. In: Handbook of Insects and other Invertebrates from Hawaiian Sugar Cane Fields (F.X. WILLIAMS ed.). *Hawaiian Sugar Planters' Association Experimental Station, Honolulu*, 400 pp.

⁸ Daté 1959 dans ROWLAND & SISSOM (1980).